

## **Salinización de suelos en marismas. Caso de estudio: Humedal de la Bahía Samborombón, Argentina**

### **Soil salinization in marshes. Study case: Samborombón Bay wetland, Argentina**

Eleonora S. Carol, Eduardo E. Kruse, Francisco A. Cellone

Originales: *Recepción: 22/01/2014 - Aceptación: 24/04/2015*

#### **RESUMEN**

En el sector sur de la Bahía de Samborombón (Buenos Aires, Argentina) se desarrolla una extensa marisma que forma un humedal intermareal. En ella se realizaron distintas obras de ingeniería con el fin de evitar el ingreso del flujo mareal y lograr una mayor extensión del área de pastoreo. El objetivo del trabajo es evaluar si la regulación de los flujos mareales ocasiona una modificación en el contenido de cloruros en los sedimentos superficiales, afectando la salinidad de los suelos del humedal. Se realizaron interpretaciones de imágenes satelitales, relevamientos de campo, muestreos de sedimentos y mediciones de niveles y conductividad eléctrica del agua superficial y subterránea. Los resultados obtenidos permitieron reconocer cómo las obras de ingeniería (terraplenes de contención y caminos internos) alteran el comportamiento hidrológico natural y en consecuencia el contenido de cloruros en el sedimento. Problemas de salinización de suelos se reconocen en sectores donde el agua mareal se acumula y luego se evapora formando precipitados de halita. Las futuras obras deberán planificarse de forma tal de minimizar la alteración de los flujos de agua con el fin de lograr un manejo sustentable de los recursos naturales en el humedal.

#### **Palabras clave**

humedal intermareal • salinización • flujos mareales • marisma

---

Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET). Cátedra de Hidrología General, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata. Calle 64 n° 3, planta baja oficina 14, (1900) La Plata, Buenos Aires. [eleocarol@fcnym.unlp.edu.ar](mailto:eleocarol@fcnym.unlp.edu.ar)

## ABSTRACT

The southern sector of the Samborombón Bay (Buenos Aires, Argentina) is an extensive marsh that is associated with an intertidal wetland environment. Different engineering works were built to avoid tidal inflow and to increase the livestock grazing areas. The objective of this work is to assess if the regulation of tidal inflow causes a chloride content change in the surface sediments, affecting the soil salinity of the wetland. Interpretation of satellite images, field surveys, sampling of sediments, and electrical conductivity and levels measurements of surface and groundwater were carried out. The results allowed us to recognize how engineering works (embankments and internal roads) alter the natural hydrological behavior, and, therefore the chloride content in the sediment. Soil salinization problems are recognized in areas where the tidal water accumulates and then evaporates forming halite precipitates. Future engineering works should be planned so as to minimize the alteration of the water flow in order to achieve a sustainable management of natural resources in the wetland.

### Keywords

intertidal wetland • salinity • tidal flow • marsh

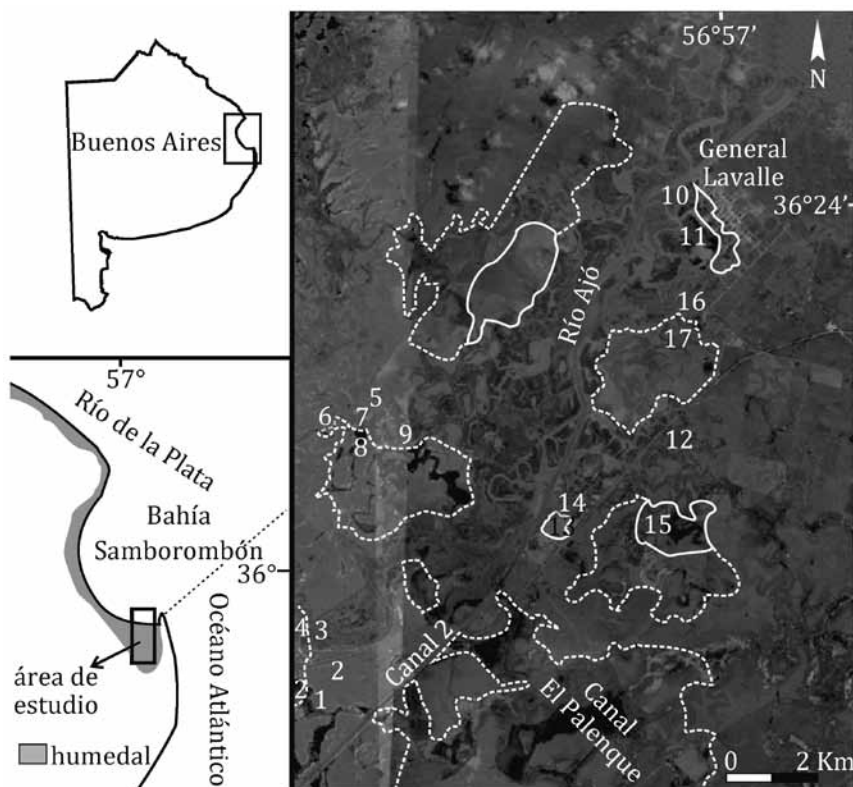
## INTRODUCCIÓN

La salinización de los suelos en humedales puede ocurrir por procesos naturales o antrópicos. En áreas de clima árido con fuerte evaporación o en zonas costeras con aporte de agua marina, la salinización de suelos ocurre por procesos naturales (1, 3, 15, 16). Por su parte, actividades antrópicas como la agricultura y la regulación por diques, compuertas y canales del agua que ingresa al humedal pueden también ocasionar la salinización de los suelos (9, 10, 19, 20).

Las marismas constituyen humedales intermareales cuyas características ambientales dependen de la relación entre los sistemas estuárico-marinos y terrestres (15). La hidrología de estos humedales está regulada por las variación periódica de los niveles de aguas superficiales y subterráneas y por el aporte de flujos continentales y mareales que condicionan las características físico químicas del suelo y de los ambientes biológicos (12).

La Bahía de Samborombón ubicada en el litoral del estuario exterior del Río de la Plata tiene un régimen micromareal semidiurno con desigualdades diurnas (2). En el sector sur de la bahía se desarrolla una amplia zona de marisma asociada a las márgenes del río Ajó y a numerosos canales de marea menores (figura 1, pág. 99). La hidrología de la marisma está regulada principalmente por los flujos mareales que ingresan desde el estuario, los cuales condicionan la dinámica y salinidad del agua superficial y subterránea (Carol *et al.* 2009). Esta zona conforma un humedal de tipo intermareal designado sitio RAMSAR en 1997, en el que se sitúa la localidad de General Lavalle, cuya principal actividad económica es la ganadería.

El clima es templado sub-húmedo a húmedo con una precipitación media anual de 970 mm para el período 1887 - 2011 y la evapotranspiración real anual es cercana a los 770 mm (7).



**Figura 1.** Ubicación del área de estudio. En línea blanca punteada se indican las áreas de marisma aisladas del ciclo mareal por la acción antrópica antes de 1985 y en línea blanca continua las posteriores a esa fecha. En números se indican los sitios de muestreo de sedimentos.

**Figure 1.** Location of the study area. In dotted white line indicates marsh areas excluded from the tidal cycle by human action before 1984 and the line continued after that date. The numbers indicate the sampling sediment sites.

En el humedal los suelos son pobremente drenados y/o sumergidos de tipo salino, alcalino siendo utilizados únicamente para la cría de ganado (5). La expansión ganadera hacia el área intermareal del humedal dio lugar a la realización de numerosos terraplenes que cortan canales de marea con el fin de evitar el ingreso del flujo mareal y en consecuencia disminuir la superficie

inundada del campo para lograr una mayor superficie de pastoreo.

### Objetivo

Evaluar si la regulación de los flujos mareales ocasiona una modificación en el contenido de cloruros en los sedimentos superficiales afectando la salinidad de los suelos del humedal.

## METODOLOGÍA

Fotografías aéreas de 1985 a escala 1:20.000 e imágenes satelitales QuickBird de 2013 (Software Google Earth) fueron utilizadas para determinar la ubicación de las obras de ingeniería (terraplenes y caminos internos) que alteran los flujos mareales y para realizar una estimación de la superficie del humedal afectada por dichas obras.

Posteriormente se efectuaron relevamientos de campo para verificar la interpretación de las imágenes, evaluar las características hidrológicas de la marisma, realizar mediciones de niveles de agua superficial y subterránea y extraer muestras de sedimentos para la determinación del contenido de cloruro (figura 1, pág. 99).

Las mediciones hidrométricas y freáticas se realizaron utilizando sondas manuales y sensores de registro continuo de niveles de tipo Leveloggers, en una red de monitoreo periódico que mantiene el grupo de trabajo en el área desde 2005.

Muestras de sedimentos se extrajeron de 17 sitios los cuales se distribuyeron en zonas activas y modificadas de la marisma a lo largo del gradiente de propagación de la onda de marea (figura 1, pág. 99). Dicho gradiente se relaciona con la distancia perpendicular a la línea de costa, siendo la influencia mareal, y en consecuencia el período de inundación, mayor en los sitios próximos a la bahía.

Las muestras de sedimento se extrajeron a 0 - 10 cm y 40 - 50 cm de profundidad con un barreno manual. En aquellos sectores con presencia de depósitos salinos en superficie se tomaron muestras de la parte más superficial. Las determinaciones de cloruro en sedimentos se realizaron por el método EPA9253.

Un análisis de la concentración de cloruros en sedimentos en función de la distancia a la costa se realizó a partir del estudio de la correlación entre ambas variables. Los muestreos de sedimento se realizaron tres días después de un evento de marea extraordinario, determinándose "in situ" la conductividad eléctrica del agua acumulada en superficie con un conductímetro portátil.

## RESULTADOS

### Estructuras que modifican la hidrología natural de la marisma

El análisis de las fotografías aéreas e imágenes satelitales junto con los relevamientos de campo, permitió reconocer que los terraplenes, caminos y canalizaciones constituyen estructuras que intencionalmente o no, modifican el flujo mareal natural de la marisma.

Los terraplenes son montículos de tierra construidos para limitar el flujo mareal cortando a los canales de marea. Están sobre elevados generalmente 1,5 m por sobre la cota de la marisma y solo unos pocos tienen compuertas de drenaje.

En las imágenes satelitales se observan como trazas rectas, encontrándose hacia el río Ajó la marisma activa con los típicos cangreiales y hacia el otro lado la marisma aislada del flujo mareal, la cual está generalmente revegetada con pastizales de la planicie costera adyacente (figura 2, pág. 101).

Los terraplenes se reconocen tanto en los sectores rurales como en las proximidades de la localidad de General Lavalle.

La regulación de los flujos mareales en los campos de cría de ganado, se

realiza para aumentar el área de pastoreo mientras que en General Lavalle se ha implementado un sistema de terraplenes y relleno para ganar terrenos bajos y ampliar el área urbana (figura 2).

Los caminos internos de ingreso a las estancias si bien no han sido construidos para regular el flujo mareal constituyen también obras que alteran la hidrología natural de la marisma. Esto se debe a que sus trazas cortan los canales de marea, elevan localmente la cota de la marisma y tienen drenes insuficientes (figura 3a, pág. 102). Asimismo, aquellos tramos del camino donde se observa la presencia de drenes, la falta de mantenimiento hace que la mayoría de los drenajes estén obstruidos por sedimentos (figura 3b, pág. 102).

En las imágenes satelitales se observa de un lado de la traza del camino en tonalidades oscuras a la marisma activa

con cangrejales y del otro, en tonos claros a la marisma aislada del flujo mareal que está generalmente revegetada con pastizales (figura 4a, pág. 102).

Los canales que desembocan en el río Ajó, el canal 2 y El Palenque, tienen compuertas que aíslan al extremo sur de la marisma del flujo mareal. De estos, el que actúa directamente sobre el área de marisma es el Canal El Palenque que está construido siguiendo la dirección de los antiguos canales de marea y su compuerta impide el ingreso de la marea desde el río Ajó dejando toda el área de marisma, ubicada aguas arriba, fuera del ciclo mareal (figura 4b pág. 102).

El análisis regional, a través de la interpretación de imágenes satelitales QuickBird de 2013, muestra que en la actualidad, cerca de 42 km<sup>2</sup> de la marisma están fuera del ciclo mareal producto de los terraplenes, caminos y canales.



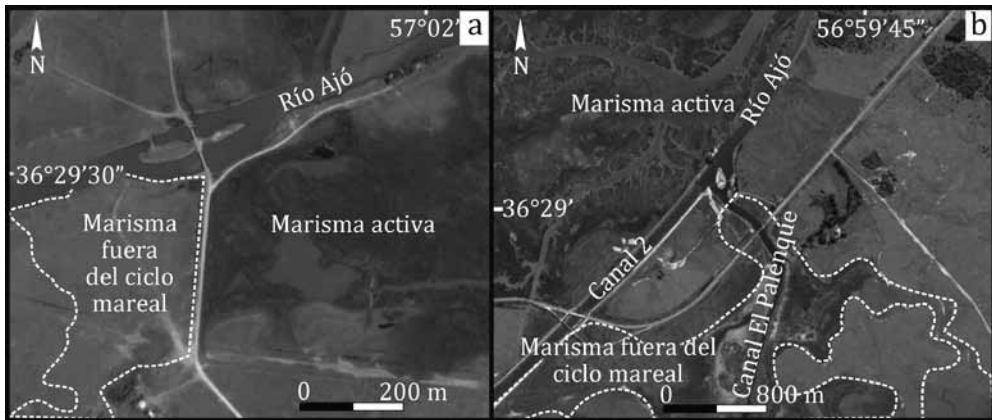
**Figura 2.** (a) Área de marisma con terraplenes para ganar terrenos bajos para pastoreo, (b) marisma con terraplenes en la localidad de General Lavalle para extender el área urbana.

**Figure 2.** (a) Area with embanked marsh to increase livestock grazing areas, (b) marsh with levees in General Lavalle to extend urbanized area.



**Figura 3.** (a) Área de marisma donde se observa un camino interno que carece de drenes; (b) camino interno con caños de drenaje obstruidos.

**Figure 3.** (a) Marsh area in which an internal road lacking drainage; (b) internal road with blocked drainage pipes.



**Figura 4.** Área de marisma fuera del ciclo mareal por (a) caminos internos y (b) por canalizaciones con compuertas.

**Figure 4.** Marsh area excluded from the tidal cycle by (a) internal roads and (b) gated channels.

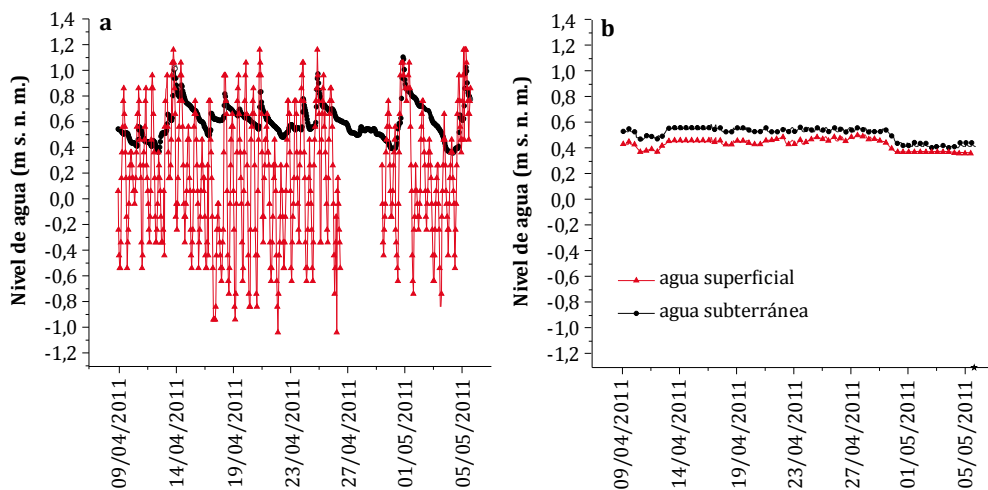
De la comparación de estas zonas con las ya existentes en las fotografías aéreas de 1985 se estima que el 70% de estas modificaciones tienen más de tres décadas de antigüedad (figura 1, pág. 99).

#### **Características hidrológicas y contenido de cloruro en suelos**

En las áreas de marismas activas, el flujo mareal ingresa durante la pleamar

e inunda dichas áreas produciendo también un ascenso en el nivel freático (figura 5a, pág. 103). Estas zonas presentan agua acumulada en superficie aún durante la bajamar.

La conductividad eléctrica del agua al momento del muestreo de sedimentos no mostró variaciones significativas, presentando valores entre 30,4 y 35,8 mS/cm.



**Figura 5.** Variaciones de los niveles de agua superficial y subterránea en (a) zonas de marisma natural y (b) modificada.

**Figure 5.** Surface and groundwater levels variations in a) natural marsh areas (b) modified areas.

El contenido de cloruros de los sedimentos en superficie (0-10 cm de profundidad) es de 1985 mg/kg en los sectores más cercanos al estuario y de 6300 mg/kg en los sectores más distantes de la costa (tabla 1, pág. 104), observándose entre estas dos variables una correlación directa con un  $r^2$  de 0,65 (figura 6, pág. 104).

Las muestras extraídas entre 40 y 50 cm de profundidad presentan concentraciones similares a las superficiales en todos los casos (tabla 1, pág. 104).

Las áreas de marisma fuera del ciclo mareal, por la obstrucción de terraplenes o caminos, no muestran acumulación permanente de agua en superficie y el nivel freático no varía por la influencia de los flujos mareales (figura 5b, pág. 103). En estos lugares las concentraciones de cloruro en sedimentos (tabla 1, pág. 104) son muy

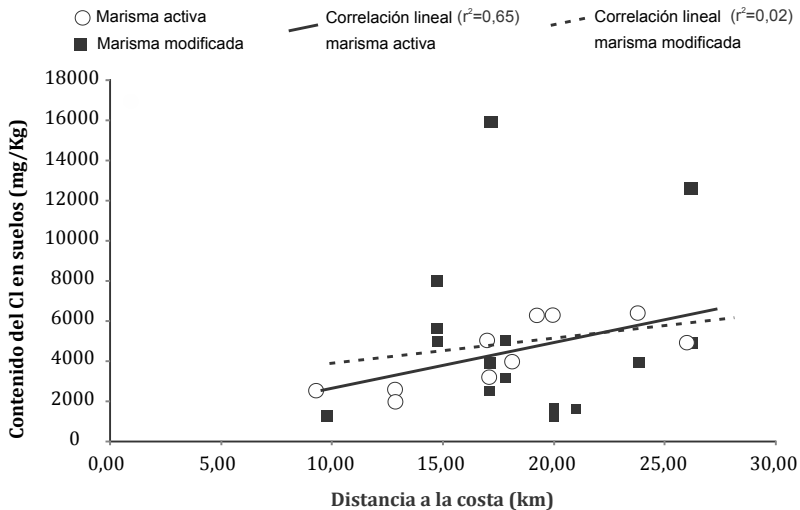
variables (entre 1252 y 15775 mg/kg) y a diferencia de las zonas de marisma activa la correlación con la distancia a la costa es débil presentando un valor de  $r^2$  de 0,02 (figura 6, pág. 104). En estas zonas modificadas, la presencia de drenes que evacuan el flujo de las mareas extraordinarias o la posibilidad de acumular agua de lluvia son las características hidrológicas propias de cada sitio que condicionarían el contenido de cloruros en los sedimentos.

Las menores concentraciones ocurren en sitios de la marisma que no son afectadas por las mareas extraordinarias (muestra 11 ubicada en el pueblo) o donde en caso de inundación por flujo mareal los terraplenes o caminos cuentan con pequeñas compuertas o caños de desagüe que impiden la acumulación de agua mareal por tiempos prolongados (sitios de muestreo 6 y 8).

**Tabla 1.** Contenido de cloruros en suelos. La ubicación de los sitios de muestreo se indica en la figura 1 (pág. 99). Las muestras con presencia de precipitados salinos en superficie se indican como (sup con prec).

**Table 1.** Chloride content in soils. The location of the sampling points shown in figure 1 (page 99). Samples showing the salt precipitates are indicated as (sup con prec).

Marisma activa		Marisma modificada	
N° de muestra (profundidad)	Cloruros (mg/kg)	N° de muestra (profundidad)	Cloruros (mg/kg)
01 (0-10 cm)	4970	02 (sup con prec)	12530
01 (40-50 cm)	4986	02 (40-50 cm)	4980
03 (0-10 cm)	6280	04 (0-10 cm)	3962
05 (0-10 cm)	6260	04 (40-50 cm)	3960
05 (40-50 cm)	6250	06 (0-10 cm)	1578
07 (0-10 cm)	6300	08 (0-10 cm)	1252
09 (0-10 cm)	3950	08 (40-50 cm)	1578
10 (0-10 cm)	2500	11 (0-10 cm)	1255
12 (0-10 cm)	3148	13 (sup con prec)	15775
14 (0-10 cm)	4988	13 (0-10 cm)	3950
16 (0-10 cm)	1985	13 (40-50 cm)	2510
16 (40-50 cm)	2520	15 (0-10 cm)	4985
		15 (40-50 cm)	3150
		17 (sup con prec)	7905
		17 (0-10 cm)	4985
		17 (40-50 cm)	5568



**Figura 6.** Contenido de cloruros en sedimentos en función de la distancia a la costa.

**Figure 6.** Chloride content in sediments vs. distance from shore.



En estos sitios las lluvias diluyen las sales y el agua acumulada en superficie, producto del afloramiento del nivel freático, tiene una conductividad eléctrica inferior a 5 mS/cm.

Las mayores concentraciones de cloruro (sitios de muestreo 2, 13 y 17) se encuentran en sectores donde el agua procedente del flujo mareal, luego de un evento de pleamar extraordinario, no puede drenar y una parte de ella se infiltra mientras que otra se evapora ocasionando la presencia de precipitados salinos en superficie (figura 7). En estos casos las concentraciones de cloruros en superficie alcanzan valores de hasta 15775 mg/kg.

Cabe destacar que estas elevadas concentraciones solo afectan la parte más superficial, registrándose en profundidad valores similares o inferiores a los de la marisma activa (tabla 1, pág. 104). Por su parte, concentraciones de cloruros similares a los de la marisma activa se registran en algunos sitios recientemente aislados del ciclo mareal (sitios de muestreo 4 y 15).

## DISCUSIÓN

La marisma activa registra concentraciones de cloruros en sedimentos que indican una tendencia a disminuir en los sectores más próximos al estuario. Al igual que como se ha observado en otras marismas (16) la salinidad del suelo tiende a ser mayor en los sectores más elevados o continentales. Esto se debe a que en estos sectores más continentales de la marisma el período de inundación es menor y el agua mareal retenida luego de la inundación de la pleamar es más rápidamente evapotranspirada, aumentando la salinidad del suelo.

Los terraplenes y caminos modifican la hidrología de la marisma y ocasionan cambios en la concentración de cloruros en el sedimento. Estos cambios están asociados tanto a aumentos como a disminución en el contenido de cloruros.

Elevadas concentraciones (hasta 15775 mg/kg) asociadas a la presencia de sales en la superficie de los sedimentos se relacionan con que en las mareas extraordinarias o eventos de tormenta, la altura de la pleamar sobrepasa la cota de los terraplenes inundando toda el área de marisma.



**Figura 7.** Depósitos salinos superficiales (de coloración blanquecina) de suelos de la marisma aislada del flujo mareal.

**Figure 7.** Surface salt deposits (in white colors) in soils of the marsh that is excluded from the tidal flow.

Luego en bajamar, cuando el terraplén no tiene compuertas, funciona como una barrera que impide el drenaje natural y el agua mareal queda atrapada por tiempos prolongados y se evapora. Debido a que el agua del flujo mareal es salina de tipo clorurada sódica los procesos de evaporación producen un aumento en la concentración de cloruros en el sedimento precipitando en ciertas ocasiones halita. Estas sales en períodos húmedos son disueltas por el agua de lluvia e ingresan por infiltración a la capa freática, siendo éste uno de los procesos que contribuye a aumentar la salinidad del agua subterránea (Carol *et al.* 2009).

En los sitios donde la cota de los terraplenes es mayor a la de las pleamares extraordinarias y el flujo mareal no ingresa, o el terraplén tiene compuertas que permiten drenar el agua mareal en caso de que la pleamar sobrepase el terraplén, el contenido en cloruro de los sedimentos es bajo. En estos casos el agua de lluvia tiende a acumularse y su infiltración produce un lavado del cloruro en los sedimentos. Como estas zonas se encuentran mayormente aisladas del flujo mareal hace más de tres décadas, y el área tiene un marcado clima húmedo, el prolongado lavado de las sales del suelo hace que en estas zonas los contenidos en cloruros sean inferiores a los de la marisma activa.

Las modificaciones hidrológicas observadas en el humedal de Bahía de Samborombón ocurren en numerosas marismas del mundo donde las rutas y terraplenes construidos para el desarrollo de la agricultura, la industria y urbanizaciones han disminuido considerablemente la extensión de las marismas (11, 13, 14, 17, 18).

La hidrodinámica de estos ambientes se verá a futuro aún más modificada con el aumento del nivel del mar que natural-

mente tenderá a hacer migrar al ambiente de marisma hacia zonas más interiores. Los caminos y terraplenes constituirán obstáculos para que dicha migración pueda ocurrir y en consecuencia es de esperar una disminución de las áreas de marisma la cual puede estar acompañada en algunos casos de procesos de salinización de suelos y pérdidas de hábitat y ecosistemas intermareales (4, 8).

## CONCLUSIONES

Si bien naturalmente la marisma se caracteriza por la presencia de suelos salinos, la regulación de los flujos mareales ocasiona un incremento en la salinización de los suelos en algunos sectores. Esta salinización se debe principalmente a que los terraplenes y caminos ocasionan la acumulación de agua mareal que al evaporarse forma precipitados salinos.

Las futuras obras deberán planificarse de forma tal de minimizar la alteración de los flujos de agua. La realización de compuertas regulables que permitan evacuar el flujo mareal posteriormente a eventos de pleamares que sobrepasan la cota de los terraplenes, ayudará a que el agua mareal no quede almacenada superficialmente y al evaporarse afecte el contenido de cloruros en el sedimento. Del mismo modo, aumentar el número de drenes en caminos internos ayudará a que el flujo mareal en la marisma sea menos afectado y con ello también evitar la salinización de los suelos. Pautas como las descritas contribuirán a mantener el equilibrio químico en la marisma y permitirán lograr un manejo sustentable de los recursos naturales en el humedal.

## BIBLIOGRAFÍA

1. Álvarez Rogela, J.; Ortiz Sillab, R.; Alcaraz Ariza, F. 2001. Edaphic characterization and soil ionic composition influencing plant zonation in a semiarid Mediterranean salt marsh. *Geoderma*. 99: 81-98.
2. Acha, M.; Mianzan, H.; Guerrero, R.; Carreto, J.; Giberto, D., Montoya, N.; Carignan, M. 2008. An overview of physical and ecological processes in the Río de la Plata Estuary. *Continental Shelf Research*. 28: 1579-1588.
3. Arndt, J. L.; Richardson, J. L. 1988. Hydrology, salinity and hydric soil development in a North Dakota prairie-pothole wetland system. *Wetlands*. 8: 93-108.
4. Beauchard, O.; Jacobs, S.; Cox, T.; Maris, T.; Vrebos, D.; Van Braeckel, A.; Meire, P. 2011. A new technique for tidal habitat restoration: Evaluation of its hydrological potentials. *Ecological Engineering*. 37: 1849-1858.
5. Carol, E.; Kruse, E.; Pousa, J. 2008. Environmental hydrogeology of the southern sector of the Samborombon bay wetland, Argentina. *Environmental Geology*. 54: 95-102.
6. Carol, E., Kruse, E., Mas Pla, J. 2009. Hydrochemical and isotopic evidence of ground water salinization processes on the coastal plain of Samborombón Bay, Argentina. *Journal of Hydrology*, 365: 335-345.
7. Carol, E.; Kruse, E.; Pousa, J. 2011. Influence of the geologic and geomorphologic characteristics and of crab burrows on the interrelation between surface water and groundwater in an estuarine coastal wetland. *Journal of Hydrology*. 403: 234-241.
8. Doody, P. 2004. 'Coastal squeeze' - an historical perspective. *J. Coast. Conserv.* 10: 129-138.
9. Huang, L. B.; Bai, J.; Chen, B.; Zhang, K. J.; Huang, C.; Liu, P. P. 2012. Two-decade wetland cultivation and its effects on soil properties in salt marshes in the Yellow River Delta, China. *Ecological Informatics*. 10: 49-55.
10. Jia, Z.; Luo, W.; Xie, J.; Pan, Y.; Chen, Y.; Tang, S.; Liu, W. 2011. Salinity dynamics of wetland ditches receiving drainage from irrigated agricultural land in arid and semi-arid regions. *Agricultural Water Management*. 100: 9-17.
11. Meire, P.; Ysebaert, T.; Van Damme, S.; Van den Bergh, E.; Maris, T.; Struyf, E., 2005. The Scheldt estuary: a description of a changing ecosystem. *Hydrobiologia*. 540: 1-11.
12. Montalto, F.; Steenhuis, T.; Parlange, J. 2006. The hydrology of Piermont Marsh, a reference for tidal marsh restoration in the Hudson river estuary, New York. *Journal of Hydrology*. 316: 108-128.
13. Peña-Cortés, F.; Escalona-Ulloa, M.; Pincheira-Ulbrich, J.; Rebolledo, G. 2011. Cambio de uso del suelo en los geosistemas de la cuenca costera del río Boroa (Chile) entre 1994 y 2004. *Revista de la Facultad de Ciencias Agrarias. Universidad Nacional de Cuyo. Mendoza. Argentina*. 43(2): 1-20.
14. Portnoy, J. W.; Giblin, A. E. 1997. Effects of historic tidal restrictions on salt marsh sediment chemistry *Biogeochemistry*. 36: 275-303.
15. Vernberg, F. J. 1993. Salt marsh processes: a review. *Environmental Toxicology and Chemistry*. 12: 2167-2195.
16. Silvestri, S.; Defina, A.; Marani, M. 2005. Tidal regime, salinity and salt marsh plant zonation. *Estuar. Coast. ShelfSci*. 62: 119-130.
17. Teal, J. M.; Weinstein, M. P. 2002. Ecological engineering, design, and construction considerations for marsh restorations in Delaware Bay, USA. *Ecological Engineering*. 18: 607-618.
18. Weishar, L. L.; Teal, J. M.; Hinkle, R. 2005. Designing large-scale wetland restoration for Delaware Bay. *Ecological Engineering*. 25: 231-239.
19. Zalidis, G. 1998. Management of river water for irrigation to mitigate soil salinization on a coastal wetland. *Journal of Environmental Management*. 54: 161-167.
20. Zalidis, G.; Stamatiadis, S.; Takavakoglou, V.; Eskridge, K.; Misopolinos, N. 2002. Impacts of agricultural practices on soil and water quality in the Mediterranean region and proposed assessment methodology. *Agriculture, Ecosystems & Environment*. 88: 137-146.